

УДК 576.895.42

ПОИСКОВОЕ ПОВЕДЕНИЕ ИКСОДОВЫХ КЛЕЩЕЙ (IXODIDAE) В ОНТОГЕНЕЗЕ

© С. А. Леонович

Зоологический институт РАН
Университетская наб., 1, С.-Петербург, 199034
E-mail: leonssa@mail.ru
Поступила 07.04.2015

В предлагаемом обзоре проанализированы литературные данные и результаты собственных исследований автора по поисковому поведению личинок, нимф и взрослых клещей во всех основных родах семейства иксодовых клещей (Ixodidae). Обсуждаются пути эволюции поискового поведения и роль преимагинальных фаз развития в этом процессе.

Ключевые слова: Ixodidae, поисковое поведение.

Иксодовые клещи — временные эктопаразиты с длительным питанием, переносчики множества опасных трансмиссивных инфекционных заболеваний человека и животных. Значительная часть жизненного цикла этих клещей проходит во внешней среде, и обеспечение контакта паразита с хозяином является одним из самых существенных моментов их жизнедеятельности. Этот контакт определяется поисковым поведением (questing behavior), в ходе которого клещ определяет присутствие потенциального хозяина и нападает на него.

Жизненный цикл иксодовых клещей включает 3 фазы развития: личинку, нимфу и взрослого клеща. Личинка, нимфа и взрослый клещ питаются однократно. Личинка и нимфа после питания линяют на следующую стадию, самка откладывает яйца и гибнет. Среди иксодовых клещей встречаются одно-, двух- и треххозяинные виды. У треххозяинных видов (большинство клещей) и личинки, и нимфы, и взрослые клещи после питания отпадают с хозяина, и линька (или яйцекладка) происходит во внешней среде. Таким образом, поиск хозяина производится и личинкой, и нимфой, и взрослыми клещами (самцами и самками). У двуххозяинных видов личинка не отпадает, а линяет на нимфу, находясь прямо на хозяине, поиск же хозяина осуществляется личинками и взрослыми клещами. У однохозяинных видов поиском прокормителя занимается только личинка.

Среди иксодовых клещей традиционно различают гнездо-норовые и пастбищные виды (Филиппова, 1977), а среди последних выделяют пас-

сивных подстерегателей и активных преследователей (Балашов, 1998; Леонович, 2005). У гнездо-норовых видов нападение на хозяина осуществляется в его норе или гнезде, а у пастбищных видов — вне норы или гнезда, т. е., в широком смысле, на пастбище (Беклемишев, 1951, 1954).

Среди пастбищных видов Успенский (Uspensky, 2002) выделяет обитателей лесных, т. е. закрытых станций (роды *Ixodes* и *Haemaphysalis*), обитателей открытых пространств (open country genera) (род *Hyalomma*) и промежуточные роды, более близкие к обитателям открытых пространств (*Dermacentor* и *Rhipicephalus*). Каждая группа характеризуется морфологической специфичностью в сравнении с представителями других групп.

Вместе с тем очевидно, что разделение иксовых клещей на пастбищных и гнездо-норовых вряд ли применимо ко всем видам. Так, у клеща *Hyalomma asiaticum* P. Sch. et E. Schl. личинки и нимфы являются нидиколами и нападают на прокормителя в норе, а самцы и самки активно преследуют хозяев на пастбище (Филиппова, 1997; Леонович, 1986). К какому же типу — гнездо-норовых кровосососов или пастбищных преследователей следует отнести этот вид? Весьма примечательно, что смена типа нападения в данном случае наблюдается в онтогенезе. Нам представляется интересным и важным рассмотреть вопрос поискового поведения в связи с онтогенетическим развитием иксовых клещей, охватив по возможности все изученные в данном отношении группы и, на основании собственных и литературных данных, проанализировать возможные пути эволюции поискового поведения представителей сем. Ixodidae.

ПОИСКОВОЕ ПОВЕДЕНИЕ КЛЕЩЕЙ ПОДСЕМЕЙСТВА IXODINAE

Подсем. Ixodinae представлено в мировой фауне единственным родом *Ixodes*, насчитывающем примерно 240 видов (Horak et al., 2002; Guglielmo et al., 2014). Представители рода *Ixodes* широко распространены в Палеарктике и являются переносчиками таких опасных заболеваний, как клещевой энцефалит и клещевой боррелиоз (болезнь Лайма). Все представители рода — треххозяинные паразиты. Характерной чертой строения сенсорной системы, играющей ключевую роль в поисковом поведении, является отсутствие глаз на всех фазах развития. Вместе с тем у *Ixodes holocyclus* Neumann были описаны фоторецепторные клетки в гиподерме под кутикулой как раз в том месте, где находятся глаза у представителей «глазастых» родов (Binnington, 1972). Отметим, что типичные для многих безглазых видов иксовых клещей реакции на свет (Панфилова, 1976; Леонович, 1989) заставляют обоснованно предположить, что фоторецепторные клетки, находящиеся в районе анатомически оформленных глаз, имеются у многих представителей подсем. Ixodinae.

Среди представителей рода *Ixodes* можно выделить несколько экологических групп, различающихся как местообитанием свободноживущих стадий развития, так и способом нападения.

ВИДЫ, НАПАДАЮЩИЕ НА ХОЗЯЕВ С РАСТИТЕЛЬНОСТИ НА ВСЕХ ФАЗАХ РАЗВИТИЯ

Представители подродов *Ixodes* (s. str.), *Afrixodes*, *Sternalixodes*, *Trichotoixodes* и *Partipalpiger* — типичные пастбищные подстерегатели на всех стадиях развития (Филиппова, 1977). Наиболее полно поисковое поведение изучено у европейского лесного клеща *Ixodes ricinus* L. и таежного клеща *I. persulcatus* P. Sh.

Этология взрослых таежных клещей в природе была детально исследована автором (Леонович, 1989). Согласно полученным данным, поведение таежных клещей складывается из 10 элементарных поведенческих актов — закономерно повторяющихся и генетически запрограммированных комплексов движений (сканирования, чистки органов Галлера и прицепления), поз (пассивного ожидания, активного ожидания, отдыха в укрытии и затаивания) и локомоций (к источнику запаховой стимуляции, в направлении зоны контакта и убежища). На этой основе формируются 3 программы поведения: выход в зону контакта с прокормителем и нападения на него, а также ухода в убежище (рис. 1).

Иксодовые клещи являются временными эктопаразитами-полифагами. Необходимость выхода в зону контакта с хозяином-прокормителем и ухода обратно в убежище — листовенную подстилку, обуславливают вертикальные миграции, при которых клещи поднимаются на растительность, поджидая потенциального хозяина. При потере влаги ниже критического уровня особь спускается с растительности в подстилку. Нападение на прокормителя при движении в направлении убежища невозможно. В обезвоженном состоянии тактильная стимуляция клеща приводит не к прицеплению, а к принятию позы затаивания, или позы «мертвого клеща». Высота подъема клещей не зависит от высоты растительности, а обуславливается фазой развития особей. У личинок высота подъема достигает 9 см, у нимф она колеблется на уровне от 30 до 40 см, у имаго — от 50 до 80 см. Таким образом, она приблизительно совпадает с высотой потенциального прокормителя каждой из фаз развития клещей. Подъем на растительность регулируется реакциями негативного геотаксиса, а спуск в подстилку — сочетанием позитивного геотаксиса и негативного фототаксиса (Леонович, 2005).

Передние ноги иксодовых клещей снабжены мощными коготками и чувствительными органами Галлера. На растительности клещи пребывают в позе пассивного ожидания, располагаясь, как правило, гнатосомой вверх. Взрослый клещ способен обнаружить приближение потенциального прокормителя с расстояния до 20 м, при этом основная роль принадлежит ольфакторным стимулам. Ни звуки, ни вибрация почвы, ни температура не играют при этом роли. На более близких расстояниях клещ реагирует принятием активной позы под воздействием запаха и (или) источника инфракрасного излучения (температуры прокормителя) (рис. 1). Клещ принимает так называемую активную позу, при которой его вытянутые вверх передние ноги широко расставлены и активно двигаются. Механический контакт с любым предметом приводит к прицеплению клеща и именно на этой реакции основана широко применяемая методика сбора клещей «на флаг». При длительной стимуляции запахом, клещи переме-

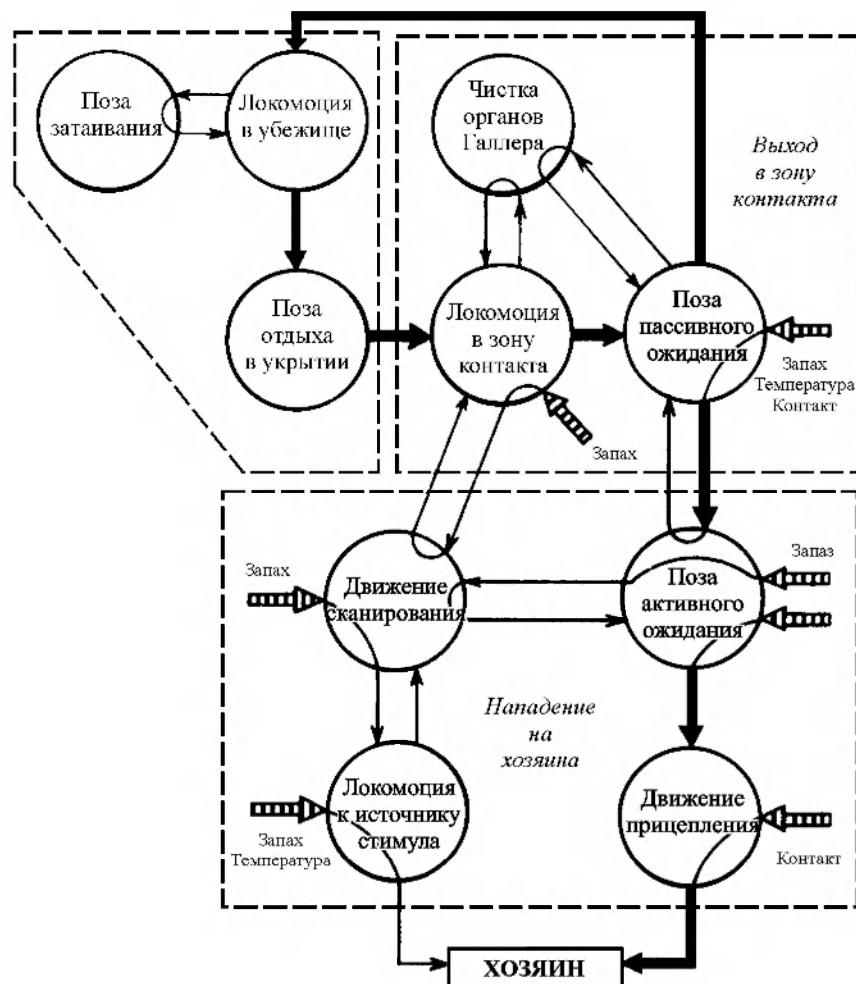


Рис. 1. Схема, отображающая поведение таежного клеща *Ixodes persulcatus* в период весенней активности.

Кружками обозначены элементарные поведенческие акты, полосатые стрелки обозначают сигнальные стимулы (по: Леонович, 2005, с изменениями).

Fig. 1. Ethology of questing behavior of the Taiga tick *Ixodes persulcatus* in the period of spring activity.

щаются к его источнику. Источником запаха может быть, например, неподвижное животное или тропа, по которой перемещаются потенциальные прокормители (Романенко, 2010).

Поисковое поведение европейского лесного клеща *I. ricinus* в целом сходно с таковым таежного клеща *I. persulcatus* (Leonovich, 2004). Для европейского клеща также характерны вертикальные миграции и нападение на прокормителя с растительности на всех фазах развития. В местообитаниях с низкой растительностью личинки *I. ricinus* располагаются на высоте до 9 см, а нимфы и имаго — от 30 до 39 см. При наличии высокой растительности нимфы размещаются на высоте от 50 до 59 см, а имаго — на

высоте от 60 до 79 см. На участках, лишенных растительности, соотношение выловленных личинок и нимф колебалось в диапазоне от 8 : 1 до 32 : 1 (Mejlon, Jaenson, 1997). Уменьшение же влажности приводит к снижению высоты подъема нимф на растительность, а количество нимф, паразитирующих на грызунах, возрастает. При этом личинки не нападают на хозяев, проводя все время в подстилке (Randolph, Storey, 1999).

Подобно таежному клещу европейский лесной клещ паразитирует на достаточно широком круге хозяев, включающем виды млекопитающих и птиц, и в меньшем числе рептилий. Для европейского лесного клеща, так же как и для таежного клеща, рептилии служат прокормителями исключительно личинок и нимф (Bauwens et al., 1993; Тимошина, 2013). Это, вероятно, определяется возможностями высоты подъема неполовозрелых фаз на растительность и соответственно доступными для контакта прокормителями (Mejlon, Jaenson, 1997). Однако основными прокормителями личинок и нимф европейского лесного клеща служат мелкие млекопитающие (Mihalca, Sándor, 2013).

Наибольшее расстояние обнаружения взрослыми особями европейского лесного клеща прокормителя также равняется 20 м. Особые обонятельные рецепторы — сенсиллы дистального бугорка органа Галлера реагируют на высоколетучие валеролактоны и фенольные производные (в частности, метил-ортофенола), которые являются компонентом запаха шерсти млекопитающих. При приближении и улавливании запаха прокормителя европейский лесной клещ также принимает активную позу на растительности (Leonovich, 2004).

Для прочих видов иксодовых клещей, нападающих на прокормителей с растительности на всех фазах развития, в целом характерно сходное поведение. Это, например, клещи *Ixodes pavlovskyi* Pomerantzev (Romanenko, Leonovich, 2015), *I. scapularis* Say (Lindsay et al., 1999) и *I. pacificus* Cooley et Kohls (Lane et al., 2009; Castro, Lane, 2009). В лабораторных и полевых экспериментах взрослые клещи *I. scapularis* образовывали скопления на тех участках, где имелаась возможность регулярного контакта с белохвостым оленем, естественным прокормителем данного вида клещей (Carrol et al., 1996).

ВИДЫ КЛЕЩЕЙ, НАПАДАЮЩИЕ НА ПРОКОРМИТЕЛЕЙ С ПОВЕРХНОСТИ ПОЧВЫ (СУБСТРАТА) НА ВСЕХ ФАЗАХ РАЗВИТИЯ

Такие виды, по нашему мнению, также следует относить к паразитам с пастбищным типом нападения. Однако в литературе многих из них относят к нидиколам, т. е. обитателям нор и гнезд.

Термин «нидиколия» в современной акарологической литературе трактуется весьма неоднозначно. Так, Грей с соавт. (Grey et al., 2013, с. 30), рассматривая иксодовых и аргасовых клещей в целом, определяют группу нидиколов как «клещей, обитающих в укрытиях, которые используют их хозяева — позвоночные, или возле них, например, в песчаной почве, трещинах, норах, гнездах, пещерах и, в некоторых случаях, в жилище человека». Мы считаем такую расширенную трактовку неудачной, по крайней мере, в применении к иксодовым клещам. В соответствии с ней в одну

группу объединяются экологически различные виды — среди них присутствуют как истинные виды-нидиголы, так и виды, которые тяготеют к убежищам прокормителей. По моему мнению, истинных видов-нидиголов характеризуют следующие особенности. Они обитают в норе или гнезде, нападая на хозяев и отпадая с них, здесь же происходит их линька. Видам-нидиголам присущ специфический набор поведенческих реакций, который включает негативный фототаксис, а также клинотаксисы, обусловленные специфическими стимулами, характерными для обитания в гнезде или норе хозяина. Клещи-нидиголы могут быть обнаружены только на хозяевах-прокормителях или собраны непосредственно из норы или гнезда (Леонович, 2005).

Убежищные виды искодовых клещей могут обитать в трещинах и под древесной корой, а также в пещерах и т. д. Они могут быть отловлены благодаря их реакции (это характерно для аргасовых клещей в особенности) на выделяемые ими феромоны скопления (*assembly pheromones*) (Леонович, 2005; Sonenshine, 2006), или же на кайромоны, которые продуцируются их потенциальными хозяевами (Леонович, 2005). Убежищных клещей можно собрать «на флаг» с поверхности почвы, как например, *Ixodes uriae*, обитающего на птичьих базарах White (Muzaffar, Jones, 2007). Клеща *I. uriae* часто относят к видам-нидиголам (Филиппова, 1977).

К видам, нападающим на прокормителя с поверхности почвы на всех фазах развития, относятся *I. trianguliceps* Birula и *I. apronophorus* Schulze, паразитирующих на мелких млекопитающих. Личинки, нимфы и имаго этих видов переживают неблагоприятные условия в подстилке и почве, подстерегают прокормителей на поверхности почвы, не поднимаясь на растения (Cotton, Watts, 1967; Tretyakov et al., 2012).

К последней экологической группе, по нашему мнению, относится и клещ *I. uriae*. Этот вид паразитирует в Северном полушарии на обитателях птичьих базаров. На птичьих базарах, расположенных на севере Канады, основными прокормителями клеща *I. uriae* являются тупики (*Fratercula arctica* L.) и серебристые чайки (*Larus argentatus* Pont.). Как известно, тупики строят норы, где на них нападают личинки *Ixodes uriae*, которые и были собраны преимущественно с птиц. Нимфы же и имаго *I. uriae* подстерегают птиц снаружи нор — в щелях скал и в почве, откуда они собирались «на флаг» (Muzaffar, Jones, 2007).

В Южном полушарии клещ *I. uriae* паразитирует на пингвинах. В колониях, образованных антарктическими (*Pygoscelis antarctica* Forster) и папуанскими (*P. papua* Forster) пингвинами, а также пингвинами Адели (*P. adeliae* (Hombron et Jacquinet)), клещи *I. uriae* находились под камнями вблизи от мест гнездовий. В разных колониях пингвинов клещи обнаруживались под от 2 до 26 % обследованных камней, под которыми могло быть от 1 до 57 особей. Но при этом ни одного клеща не было обнаружено на самих птицах (Barbosa et al., 2011).

Клещ *I. uriae* был изучен в колонии пингвинов Адели в Антарктике вблизи станции Палмер. Было установлено, что клещи образуют огромные скопления под камнями, находящимися по периферии места прошлогодней колонии. Когда пингвины в начале сезона размножения формируют колонию, клещи оставляют укрытие и нападают на птиц. Отпавшие с прокормителя и перелинявшие под камнями клещи вновь образуют скопле-

ния, так как их экскременты, включая основной компонент — гуанин, а также экстракты почвы, взятой из мест скоплений, привлекательны как для голодных личинок и нимф, так и имаго. Данные компоненты действуют как феромон скопления (Benoit et al., 2008) подобно тому, что мы видим у аргасовых клещей (Sonenshine, 2006). Одновременно птичье гуано также привлекает клещей, выполняя, таким образом, роль кайромона (Benoit et al., 2008).

Таким образом, в данном случае мы видим пример пастбищного типа нападения с поверхности почвы на хозяина-прокормителя, которое имеет место на всех фазах развития. Переживание клещами неблагоприятных условий при данном типе нападения осуществляется не в норе или гнезде хозяина, а в ином убежище, которое не имеет прямого отношения с пребыванием прокормителя. В то же время клещам *I. uriae* свойственна и лабильность поведения, отмечаемая в географически удаленных популяциях. В частности, возможен переход личинок этого вида от убежищного типа обитания к нидиколии.

ГНЕЗДО-НОРОВЫЕ ВИДЫ

Виды данной группы приурочены исключительно к гнездам и норам хозяев. Их можно собрать или с хозяев, или непосредственно в норе, но не на пастбище. Для многих гнездо-норовых паразитов характерна пищевая специализация. Типичным представителем таких видов является *Ixodes lividus* Koch, обитающий в гнездах береговой ласточки (*Riparia riparia* L.) (Филиппова, 1977). Гнезда береговушек располагаются в норах на крутых песчаных откосах по берегам рек и существуют на протяжении многих лет. Каждая фаза развития *I. lividus* питается на новой особи, причем личинки и нимфы — на взрослых птицах, а взрослые клещи — на птенцах (Ulmanen et al., 1977). Это указывает на тесную связь между жизненным циклом клеща и хозяина. Перезимовавшие в норе взрослые клещи, питающиеся значительно дольше личинок и нимф, паразитируют на постоянно находящихся в гнезде птенцах.

Пищевые предпочтения в отношении птенцов разного возраста были выявлены у разных фаз развития у другого гнездо-норового вида — клеща *I. arboricola* Sch. et Schl. Этот вид обитает в дуплах, паразитируя в основном на большой синице (*Parus major* L.) (Heylen, Matthysen, 2012). Экспериментальные данные показали, что отпадение напитанных личинок *I. arboricola* с прокормителя всегда происходит под воздействием фактора пребывания в гнезде. Так, в нормальных условиях для питания личинки требуется 5 дней. Однако предотвращение доступа птицы к гнезду приводило к тому, что личинки клещей продолжали оставаться на хозяине до двух недель. При этом их отпадение происходило сразу же после попадания синицы в гнездо (White et al., 2012). Таким образом, именно комбинация раздражителей, воспринимаемая органами чувств клещей в гнезде птицы, является необходимым условием отпадения с хозяина их вполне напитанной личинки. Можно обоснованно предположить, что сходный набор стимулов определяет постоянное нахождение в гнезде голодных клещей и на других фазах развития.

К сожалению, никаких прямых экспериментальных данных о поведении гнездо-норовых видов в литературе не имеется. Можно высказать предположение, что пребывание в гнезде обеспечивается ориентацией по типу клинотаксиса, при которой паразит путем хаотических перемещений замедляет свое движение в месте наиболее приемлемого сочетания стимулов, хотя это предположение и нуждается в экспериментальной проверке.

Гнездо-норовые виды клещей, обитающие в норах или других убежищах, посещаемых разными животными, могут иметь более широкий круг хозяев, чем «классические» нидиколы. Так, взрослые особи клеща *I. spinipalpis* Hadwen et Nuttall были собраны «на флаг» с растительности, тогда как их личинки являются «классическими» нидиколами, паразитируя исключительно на двух видах хомяков (Burkot et al., 2001). На наш взгляд, это указывает на вторичность нидиколлии у неполовозрелых фаз данного вида клещей.

Сложные, еще до конца не изученные, паразито-хозяинные отношения можно проиллюстрировать данными работы, в которой показано, что клещи *I. hexagonus* привлекаются фекалиями больных ежей в значительно большей степени, чем фекалиями ежей здоровых (Bunnell et al., 2011). Клеща *I. hexagonus* относят к гнездо-норовым видам, на наш же взгляд, это типичный убежищный вид.

ПОИСКОВОЕ ПОВЕДЕНИЕ КЛЕЩЕЙ ПОДСЕМ. AMBLYOMMINAE

Среди представителей этого подсемейства, объединяющего все прочие роды иксодовых клещей, за исключением рода *Ixodes*, отмечены все типы паразитизма и нападения на прокормителей, а также имеются двух- и однохозяинные виды. Представители этого подсемейства также являются переносчиками множества опасных трансмиссивных инфекций (Балашов, 1998).

1. Треххозяинные виды родов *Amblyomma* и *Aponomma* (= *Bothriocroton*), нападающие на хозяев с растительности на всех фазах развития.

Клещи рода *Amblyomma* распространены в основном в тропической зоне, паразитируя на представителях всех классов наземных позвоночных (Koloin, 2009). Большинство видов рода (как, например, *A. americanum* L.) являются треххозяинными. Их клещи на всех фазах развития нападают на хозяина, являясь пастбищными подстерегателями (Barnard, 1991), поведение которых сходно с рассмотренным выше поведением пастбищных видов рода *Ixodes*.

Представители рода *Amblyomma* обитают преимущественно в открытых стациях и имеют развитые плоские или выпуклые глаза, роль которых в поисковом поведении не установлена. Можно только предположить, что глаза клещей рода *Amblyomma* играют ту же роль в поисковом поведении, что и у такого пастбищного подстерегателя как *Dermacentor niveus* Neumann. Последний относится к «глазастым» видам, результаты полевых исследований которого будут рассмотрены подробно ниже.

Переносчик пятнистой лихорадки Скалистых гор — клещ *Amblyomma sajennense* (Fabricius) также нападает на всех фазах развития на прокормителя с растительности (Labruna et al., 2003). Электрофизиологический от-

вет сенсиллы дистального бугорка органа Галлера на фенольные производные у взрослого клеща *A. cajennense* был идентичен таковому, отмеченному у клеща *Ixodes ricinus* (Leonovich, 2004; Soares, Borges, 2012). Паразит гаттерии [*Sphenodon punctatus* (Gray)] — клещ *Amblyomma sphendonoti* (Dumbleton) является убежищным видом. Он нападает с поверхности почвы, образуя скопления в местах накопления фекалий гаттерии. Следует отметить, что присутствие хозяина меняло реакцию клещей — запах фекалий гаттерии вызывал репеллентную реакцию (Godfay et al., 2011).

Клещи подрода *Aponomma* рода *Amblyomma* лишены глаз и паразитируют в основном на рептилиях. Среди австралийских представителей этого рода известны как виды-генералисты *Amblyomma (Aponomma) hydrosauri* и *A. (A.) limbatum*, так и такие виды-специалисты (узкоспециализированные виды) в отношении хозяев как клещи *A. (A.) fimbriatum* и *A. (A.) concolor*. Исследования этих, различающихся специфичностью в отношении хозяев видов, показали, что взрослые клещи-специалисты привлекаются только своими природными хозяевами, в то время как личинки видов-специалистов привлекаются широким кругом хозяев, однако, способны питаться только на своих естественных прокормителях (Belan, Bull, 1995).

Представители рода *Haemaphysalis* — типичные пастбищные виды, лишённые глаз, нападающие на прокормителей с растительности на всех фазах развития. Фоторецепторные клетки были обнаружены в месте расположения редуцированного глаза (Binnigton, 1972). Изучение поведения одного из видов этого рода — клеща *H. longicornis* показало, что на всех фазах развития клещи мигрируют из почвы и подстилки на растительность, откуда и нападают на хозяев (Tsunoda, 2007). Высота подъёма на растительность изучена у клеща *H. leporispalustris*. Было установлено, что она совпадает с размерами прокормителя, в данном случае кролика (Camin, Drenner, 1978).

Клещи рода *Dermacentor* характеризуются пастбищным типом нападения. Среди них встречаются трех-, двух- и однохозяинные паразиты. Все виды рода *Dermacentor* имеют на всех фазах развития сложно устроенные глаза (Леонovich, 2009). У треххозяинных пастбищных видов поведение на всех фазах развития сходно с таковым у представителей рода *Ixodes* (Леонovich, 2005). Это сходство проявляется вплоть до принятия позы активного ожидания при приближении прокормителя на расстояние 15 м. Однако в отличие от иксодин представители рода *Dermacentor* располагаются на растительности так, что их гнатосома направлена книзу (Романенко, 2006), а затенение клеща приводит к принятию позы активного ожидания, как это было установлено на примере *D. niveus* Neumann (Романенко, 1990).

2. Треххозяинные виды рода *Hyalomma* с изменяющимся в ходе онтогенеза типом нападения.

Взрослые клещи рода *Hyalomma* являются активными преследователями потенциальных прокормителей. Представители рода *Hyalomma* обитают в открытых, чаще всего аридных биотопах. Личинки и нимфы видов этого рода — типичные нидиколы, ведущие гнездо-норовый образ жизни.

Этология взрослых клещей была исследована автором у азиатского пустынного клеща *H. asiaticum* P. Sch. В отличие от пастбищных подсте-

регателей азиатский пустынный клещ не поднимается на растительность для ожидания хозяина-прокормителя. В пустынных биотопах его укрытиями служат норы песчанок, убежища под корнями пустынной кустарниковой растительности и под листьями ревеня (Леонович, 1986, 2005). По собственным наблюдениям автора, клещ начинает активно преследовать прокормителя, если тот оказывается рядом с его убежищем, и перемещается при этом на расстояние от нескольких десятков до сотен метров. Главным стимулом к преследованию потенциального прокормителя является появление движущегося контрастного предмета в поле зрения клеща (Леонович, 2005; Романенко, 2010). Биологический смысл такой реакции совершенно очевиден. Запаховая стимуляция в жаркой пустыне является ненадежным сигналом. Нагретый раскаленным песком воздух поднимается вверх. Таким образом, конвекционные потоки в пустыне препятствуют распространению запаха хозяина клещей над поверхностью земли. В то же время в пустыне редки крупные и контрастно выделяющиеся на фоне неба объекты (например, деревья). Здесь имеется высокая (почти стопроцентная) вероятность того, что любой подвижный предмет с определенными угловыми размерами, который появится в поле зрения клеща, окажется крупным копытным млекопитающим (Леонович, 1986, 2005).

Поведенческая активность азиатского пустынного клеща представлена позами, движениями и локомоторными актами, которые аналогичны и другим изученным видам пастбищных подстерегателей (рис. 2).

Преследование прокормителя пустынным клещом основано на относительно простом поведенческом механизме, заключающемся в особенностях строения его зрительного аппарата и слегка видоизмененной реакции отрицательного фототаксиса (Леонович, 1986). Глаза клеща способны воспринимать световой поток только с направления главной оптической оси. Затенение одного из глаз стимулирует движение вперед, а освещение — поворот клеща в сторону затененного глаза. Особое строение линз взрослых клещей и особый способ бега обеспечивают успешное преследование потенциального прокормителя на пространстве открытых аридных ландшафтов.

Глаза имеются не только у взрослых азиатских пустынных клещей, но также у нимф и личинок, ведущих исключительно гнездо-норовый образ жизни. Возможно, реакция негативного фототаксиса играет свою роль в обеспечении постоянного нахождения неполовозрелых фаз развития в их типичном местообитании — норах колоний песчанок.

3. Одно- и двуххозяинные паразиты родов *Dermacentor*, *Hyalomma* и *Boophilus*.¹

Однохозяинный клещ *Dermacentor albipictus* (Packard) паразитирует преимущественно на лосях в Северной Америке, вызывая огромные кровопотери и облысение животных (Samuel, 2004). Личинки *D. albipictus* нападают на лосят с сентября по ноябрь, образуя постоянные скопления (кластеры) на растительности на высоте от 1 до 1.5 м от уровня земли (Drew, Samuel, 1985). Однохозяинный паразитизм на крупном копытном животном обусловил не только значительное увеличение высоты нахож-

¹ В настоящее время многими авторами рассматриваемый как подрод рода *Rhipicephalus* (Guglielmone et al., 1914).

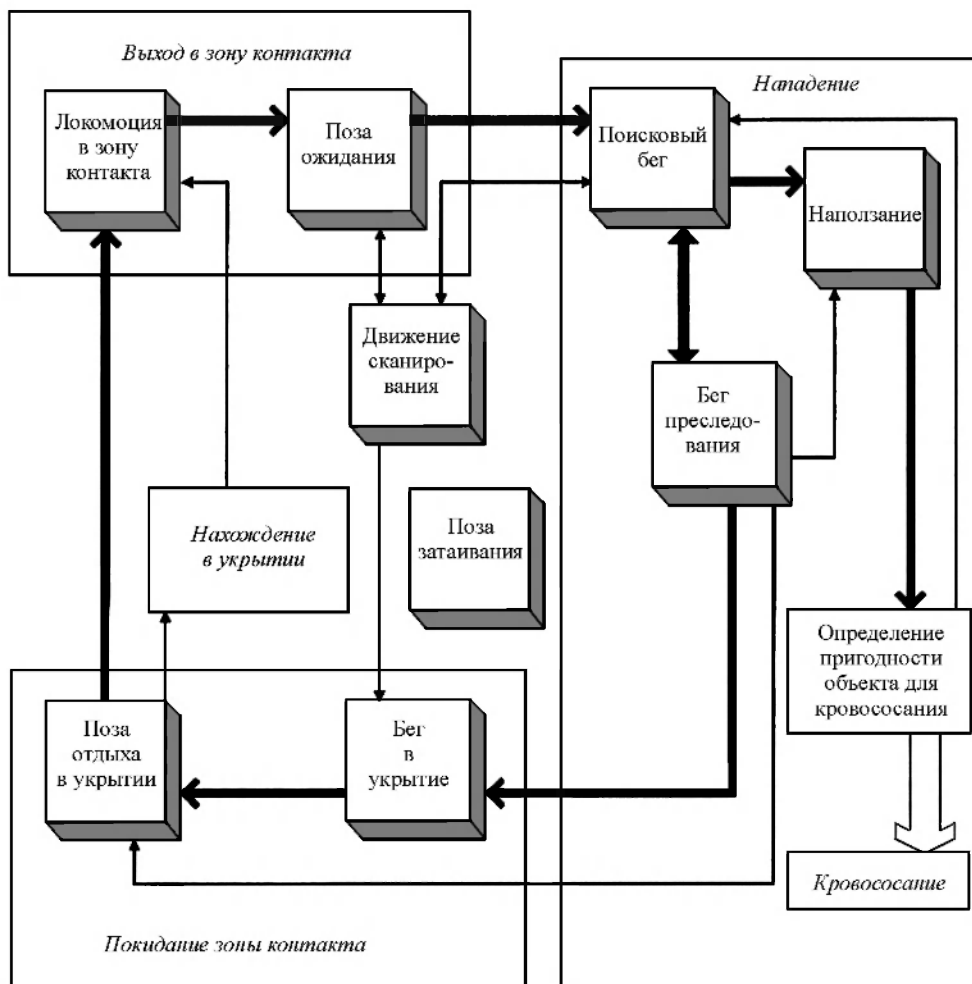


Рис. 2. Схема, отображающая последовательную смену поведенческих актов у пустынного клеща *Hyalomma asiaticum*, при нахождении потенциального хозяина в природных условиях (с изменениями, по: Леонович, 2005).

Fig. 2. Ethology of questing behavior of the desert tick *Hyalomma asiaticum*.

дения на растительности скопления личинок, но и блокировку поведенческого механизма вертикальной миграции. Последний оказался нецелесообразен в данном случае для личинок, имеющих небольшие размеры. При этом личинки треххозяинного вида — клеща *D. variabilis* (Say) также способны образовывать кластеры, но на более низкой растительности. Эта видовая особенность *D. variabilis* рассматривается как механизм консервации воды, предотвращающий быстрое обезвоживание личинок (Yoder, Knapp, 1999).

В Тунисе у двуххозяинного паразита — клеща *Hyalomma scupense* Schulze на крупный рогатый скот нападают личинки и имаго, ведущие убежищный образ жизни (в трещинах стен хлева и загонов) (Gharbi et al., 2013). В то же время в Волгоградской области *H. scupense* является одно-

хозяйинным видом. На прокормителей с растительности нападают только личинки (Фомичева, 2010). На однохозяйинность этого вида указывает и Колонин (Kolonin, 2009). Возможно, одно- и двуххозяйинность в данном случае не является устойчивым признаком вида и изменяется на протяжении ареала.

Большинство представителей рода *Rhipicephalus* нападают на хозяев на пастбище на всех фазах развития. Однако видовая систематика этого рода недостаточно разработана. Данные, опубликованные по экологии, как полагали, самого распространенного вида этого рода — клеща *Rh. sanguineus* теперь относят к другим видам (Gray et al., 2013).

Самым типичным однохозяйинным видом, который послужил в качестве модельного для многих морфофизиологических исследований, является клещ *Boophilus microplus*. Характер нападения личинок *B. microplus* сходен с таковым у клеща *Dermacentor albipictus*. Личинки *Boophilus microplus* также образуют крупные скопления на верхушках травинки, подстерегая хозяина (Furlong et al., 2002).

ЗАКЛЮЧЕНИЕ

Имеющиеся в литературе данные показывают, что тип нападения на хозяев практически не зависит от таксономического положения иксодовых клещей. Пастбищный тип нападения, скорее всего, является исходным для них, а захват личинок осуществлялся с поверхности почвы мелкими млекопитающими случайно. Следует отметить, что в шерсти мелких млекопитающих отмечается большое количество случайно захваченных и других мелких клещей, которые однако являются непаразитическими (Miko, Stancko, 1991). Более подробно этот вопрос рассмотрен в работе Леоновича (2005).

Анализ изменений поискового поведения в онтогенезе у иксодовых клещей показывает, что нидиколия у них в отличие от гамазовых — явление вторичное. Переходным же между пастбищным образом жизни и нидиколией у иксодовых клещей является нападение в убежище. Место пребывания убежищных видов клещей ограничено определенными участками почвы. На них они привлекаются кайромонами хозяина или собственными феромонами скопления. Личинки, но не взрослые клещи, способны переходить от убежищного к гнездо-норовому типу нападения.

Становление гнездо-норового образа жизни и типа нападения можно проследить на тех примерах поведения, когда напивавшиеся личинки и нимфы отпадают с прокормителей не только в гнезде, но и вне его. Дальнейшее развитие клеща в данном случае вполне возможно. Совокупность поведенческих реакций, блокирующих выход клеща из гнезда и, таким образом, обеспечивающих отпадение с прокормителя только в нем, еще не сформировалась. Полностью сформированный гнездо-норовый образ жизни полностью исключает нахождение любых фаз развития клещей вне гнезда (норы).

Активное преследование прокормителей сформировалось у взрослых клещей некоторых видов (например, *Hyalomma asiaticum* и *H. dromedarii*), которые на неполовозрелых фазах развития являются типичными ниди-

колами. Данная способность к активному преследованию возникла на основе особенностей нидикольного образа жизни. Клещи этих видов ни при каких условиях не поднимаются на растительность. Развитие локомоторных органов и усложнение строения глазной линзы у взрослых клещей этих видов отмечается при сохранении реакции негативного фототаксиса.

Таким образом, способность к активному преследованию хозяина взрослыми особями — результат длительных эволюционных преобразований в поведении иксодовых клещей. Его этапами были: 1) переход от пастбищного нападения с поверхности почвы (постепенно приведшего к появлению глаз) к нидикольи, свойственной всем фазам развития; 2) формирование способности к активному преследованию хозяина взрослыми клещами при сохранении типичного «нидикольного» поведения у неполовозрелых клещей.

Проведенный выше анализ особенностей поискового поведения иксодовых клещей на разных стадиях онтогенеза свидетельствует в пользу того, что первично им был присущ пастбищный образ жизни и тип нападения на хозяина. На этой основе сформировалась нидиколья, которая, напротив, рассматривалась В. Н. Беклемишевым (1951, 1954) как первичная форма становления паразитизма у иксодовых клещей.

Список литературы

- Балашов Ю. С. 1998. Иксодовые клещи — паразиты и переносчики инфекций. СПб.: Наука. 287 с.
- Беклемишев В. Н. 1951. Паразитизм членистоногих на наземных позвоночных, пути его возникновения. Мед. паразитол. и паразитарн. болезни. 20 (2): 151—160; (3): 233—241.
- Беклемишев В. Н. 1954. Паразитизм членистоногих на наземных позвоночных. II. Основные направления его развития. Мед. паразитол. и паразитарн. болезни. 22 (1): 3—20.
- Леонович С. А. 1985. Поведение в период ожидания хозяина. В кн. Таежный клещ *Ixodes persulcatus* Sch. (Acarina, Ixodidae). Морфология, систематика, экология, медицинское значение. Л.: Наука. 239—241.
- Леонович С. А. 1986. Ориентационное поведение иксодового клеща *Hyalomma asiaticum* в условиях пустыни. Паразитология. 20 (6): 431—440.
- Леонович С. А. 1989. Этология таежного клеща *Ixodes persulcatus* в период весенней активности. Паразитология. 23 (1): 11—20.
- Леонович С. А. 2005. Сенсорные системы паразитических клещей. СПб.: Наука. 236 с.
- Леонович С. А. 2009. Особенности строения сенсорной системы иксодового клеща *Dermacentor niveus* (Parasitiformes, Ixodidae). Паразитология. 43 (1): 3—11.
- Панфилова И. М. 1976. Отношение иксодовых клещей (*Ixodes persulcatus*, *Dermacentor silvarum*, *Haemophysalis concinna*) к свету. Зоол. журн. 55 (3): 371—377.
- Романенко В. Н. 2006. Поведенческая чувствительность клещей *Dermacentor niveus* (Parasitiformes, Ixodidae) к запаху человека. Зоол. журн. 11: 1382—1385.
- Романенко В. Н. 1990. Поведенческая реакция клеща *Dermacentor daghestanicus* при обнаружении прокормителя. В кн.: Успехи медицинской энтомологии и акарологии в СССР. Л.: Наука. 127—129.
- Романенко В. Н. 2010. Поведение пастбищных клещей. Saarbrücken: LAP LAMBERT Academic Publishing. 203 с.
- Тимошина А. А., Матушкина Т. А., Кидов А. А. 2013. Настоящие ящерицы (Reptilia: Sauria: Lacertidae) — хозяева европейского лесного клеща *Ixodes ricinus* (L.,

- 1758) (Acari: Parasitiformes: Ixodidae) на северо-западном Кавказе. Вестн. Тамбов. ун-та. Серия: Естественные и технические науки. 18 (6—1): 3082—3083.
- Филиппова Н. А. Иксодовые клещи подсемейства Amblyomminae. В сер. Фауна России и сопредельных стран. Паукообразные. 4 (5). СПб.: Наука. 436 с.
- Фомичева Е. Д. 2010. Экологические особенности клеща *Hyalomma scupense* в Волгоградской области. Материалы докладов научной конференции «Теория и практика борьбы с паразитарными болезнями». М. 11: 485—489.
- Barbosa A., Benzal J., Vidal V., D'Amico V., Coria N., Diaz J., Molas M., Palacios M. J., Cuervo J. J., Ortiz J., Chitimia L. 2011. Seabird ticks (*Ixodes uriae*) distribution along the Antarctic Peninsula. Polar Biology. 34: 1621—1624.
- Barnard D. R. 1991. Mechanisms of host—tick contact with special reference to *Amblyomma americanum* (Acari: Ixodidae) in beef cattle forage areas. Journal of Medical Entomology. 28 (5): 557—564.
- Bauwens D., Strijbosch H., Stumpel A. H. P. 1983. The lizards *Lacerta agilis* and *L. vivipara* as hosts to larvae and nymphs of the tick *Ixodes ricinus*. Ecography. 6: 32—40.
- Belan I., Bull C. M. 1995. Host—seeking behavior by Australian ticks (Acari: Ixodidae) with differing host specificities. Experimental and Applied Acarology. 19 (4): 221—232.
- Benoit J. B., Lopez-Martinez G., Philips S. A., Elnitsky M., Yoder J. A., Lee Jr. R. E., Binnington K. C. 1972. The distribution and morphology of probable photoreceptors in eight species of ticks (Ixodoidea). Zeitschrift für Parasitenkunde. 40 (4): 321—332.
- Bunnell T., Kerstin H. K., Hardege J. D., Breithaupt T. 2011. The fecal odor of sick hedgehogs (*Erinaceus europaeus*) mediates olfactory attraction of the tick *Ixodes hexagonus*. Journal of Chemical Ecology. 37 (4): 340—347.
- Burkot T. R., Maupin B. O., Schneider B. S., Denatale C., Happ C. M., Rutherford J. C., Zeidner N. C. 2001. Use of a sentinel host system to study the questing behavior of *Ixodes spinipalpis* and its role in the transmission of *Borrelia bissettii*, human granulocytic ehrlichiosis, and *Babesia microti*. American Journal of Tropical Medicine and Hygiene. 64 (5): 293—299.
- Camin J. H., Drenner R. W. 1978. Climbing behavior and host-finding larval rabbit ticks (*Haemaphysalis leporispalustris*). Journal of Parasitology. 64 (5): 905—909.
- Carroll J. F., Mills G. D., Jr., Schidtmann E. T. 1996. Field and laboratory responses of adult *Ixodes scapularis* (Acari: Ixodidae) to kairomones produced by white—tailed deer. Journal of Medical Entomology. 33: 640—644.
- Castro M. B., Wright S. A. 2007. Vertebrate hosts of *Ixodes pacificus* (Acari: Ixodidae) in California. Journal of Vector Ecology. 32 (1): 140—149.
- Cotton M. J., Watts C. H. S. 1967. The ecology of the tick *Ixodes trianguliceps* Birula (Arachnida; Acarina; Ixodoidea). Parasitology. 57 (3): 525—531.
- Denlinger D. L. 2008. The seabird tick, *Ixodes uriae*, uses uric acid in penguin guano as a kairomone and guanine in tick feces as an assembly pheromone on the Antarctic Peninsula. Polar Biology. 31 (12): 1445—1451.
- Drew M. L., Samuel W. M. 1985. Factors affecting transmission of larval winter ticks, *Dermacentor albipictus* (Packard), to moose, *Alces alces* L., in Alberta, Canada. Journal of Wildlife Diseases. 21 (3): 274—282.
- Furlong J., de Souza Chagas A. C., Nascimento C. B. 2002. Comportamento ecológico de larvas do carrapato *Boophilus microplus* empastagem de *Brachiaria decumbens*. Brazilian Journal of Veterinary Research and Animal Science. 39 (4) <http://dx.doi.org/10.1590/S1413-95962002000400009>
- Gharbi M., Hayouni M. E., Sassi L., Dridi W., Darghouth M. A. 2013. *Hyalomma scupense* (Acari, Ixodidae) in northeast Tunisia: seasonal population dynamics of nymphs and adults on field cattle. Parasite. 20. doi:10.1051/parasite/2013012
- Gray J., Dantas-Torres F., Estrada-Peña A., Levin M. 2013. Systematics and ecology of the brown dog tick, *Rhipicephalus sanguineus*. Ticks and Tick-borne Diseases. 4 (3): 171—180.

- Gray J. S., Estrada-Pena A., Vial L. 2013. Ecology of nidicolous ticks. In *Biology of ticks*. Oxford University Press, Second edition. 39—60.
- Guglielmone A. A., Robbins R. G., Apanaskevich D. A., Petney T. N., Estrada-Pena A., Horak I. G. 1914. The hard ticks of the world: (Acari: Ixodida: Ixodidae). Springer. 738 p.
- Heylen D. J. A., Matthysen E. 1912. Experimental evidence for host preference in a tick parasitizing songbird nestlings. *Oikos*. 120 (8): 1209—1216.
- Horak I. G., Camicas J.-L., Keirans J. E. 2002. The Argasidae, Ixodidae and Nuttalliellidae (Acari: Ixodida): A world List of valid tick names. *Experimental and Applied Acarology*. 28 (1—4): 27—54.
- Kolonin G. V. 2009. Fauna of ixodid ticks of the world (Acari, Ixodidae). www.kolonin.org
- Labruna M. B., Amaku M., Metzner J. A., Pinter A., Ferreira F. 2003. Larval behavioral diapause regulates life cycle of *Amblyomma cajennense* (Acari: Ixodidae) in Southeast Brazil. *Journal of Medical Entomology*. 40 (2): 170—178.
- Labruna M. B., Kasai N., Ferreira F., João L. H., Faccini J. L. H., Gennari S. M. 2002. Seasonal dynamics of ticks (Acari: Ixodidae) on horses in the state of Sao Paulo, Brazil. *Veterinary Parasitology*. 105 (1): 65—77.
- Lane R. S., Mun J., Stubbs H. A. 2009. Horizontal and vertical movements of host-seeking *Ixodes pacificus* (Acari: Ixodidae) nymphs in a hardwood forest. *Journal of Vector Ecology*. 34(2): 252—266.
- Leonovich S. A. 2004. Phenol and lactone receptors in the distal sensilla of the Haller's organ in *Ixodes ricinus* and their possible role in host perception. *Experimental and Applied Acarology*. 32: 89—102.
- Mejlon H. A., Jaenson T. G. T. 1997. Questing behaviour of *Ixodes ricinus* ticks (Acari: Ixodidae). *Experimental and Applied Acarology*. 21 (12): 747—754.
- Mihalca A. D., Sandor A. D. 2013. The role of rodents in the ecology of *Ixodes ricinus* and associated pathogens in Central and Eastern Europe. *Frontiers in Cellular and Infection Microbiology*. 3: 56. doi:10.3389/fcimb.2013.00056
- Muza S. B., Jones I. L. 2007. Activity periods and questing behavior of the seabird tick *Ixodes uriae* (Acari: Ixodidae) on Gull Island, Newfoundland: the role of puffin chicks. *Journal of Parasitology*. 93 (2): 258—264.
- Randolph S. E., Storey K. 1999. Impact of microclimate on immature tick-rodent host interactions (Acari: Ixodidae): implications for parasite transmission. *Journal of Medical Entomology*. 36 (6): 741—748.
- Romanenko V. N., Leonovich S. A. 2015. Long-term monitoring and population dynamics of ixodid ticks in Tomsk city (Western Siberia). *Experimental and Applied Acarology*. 66: 103—118.
- Samuel B. 2004. White as a ghost: winter ticks and moose. *Federation of Alberta Naturalists, Natural History Series*, Edmonton. 97 p.
- Soares S. F., Borges L. M. F. Electrophysiological responses of the olfactory receptors of the tick *Amblyomma cajennense* (Acari: Ixodidae) to host-related and tick pheromone-related synthetic compounds. *Acta Tropica*. 124 (3): 192—198. <http://www.sciencedirect.com/science/article/pii/S0001706X12002793-aff0010> 2012.
- Sonenshine D. E. 2006. Tick pheromones and their use in tick control. *Annual Review of Entomology*. 51: 557—580.
- Stephanie S., Godfrey S. S., Nelson N. J., Bull C. M. 2011. Microhabitat choice and host-seeking behavior of the tuatara tick, *Amblyomma sphendonti* (Acari: Ixodidae). *New Zealand Journal of Ecology*. 35 (1): 52—60.
- Tretyakov K. A., Medvedev S. G., Apanaskevich M. A. 2012. Ixodid ticks in St. Petersburg: a possible threat to public health. *Estonian Journal of Ecology*. 61 (3): 215—224.
- Tsunoda T. 2007. Seasonal change in habitat use by *Haemaphysalis longicornis* (Acari: Ixodidae): plant, litter, and soil. *Journal of Medical Entomology*. 44 (4): 575—579.
- Ulmánen I., Saikku P., Vikberg P., Sorjonen J. 1977. *Ixodes lividus* (Acari) in sand martin colonies in Fennoscandia. *Oikos*. 28: 21—26.

- Uspensky I. 2002. Preliminary observations on specific adaptations of exophilic ixodid ticks to forests or open country habitats. *Experimental and Applied Acarology*. 28 (1—4): 147—154.
- White J., Heylen D. J. A., Matthysen E. 2012. Adaptive timing of detachment in a tick parasitizing hole-nesting birds. *Parasitology*. 139 (2): 264—270.
- Yoder J. A., Knapp D. C. 1999. Cluster—promoted water conservation by larvae of the American dog tick, *Dermacentor variabilis* (Acari: Ixodidae). *International Journal of Acarology*. 25 (1): 55—57.

QUESTING BEHAVIOR OF HARD TICKS (IXODIDAE) IN ONTOGENESIS

S. A. Leonovich

Key words: Ixodidae, questing behavior.

SUMMARY

Literary and own data on questing behavior of larvae, nymphs, and adults in main genera of hard ticks are analyzed. Evolutionary patterns of this behavior and the role of different life stages in this process are discussed.
